

## **Der Sexualdimorphismus bei den Ameisen**

von

**Nicolás Kusnezov, Tucuman (Argentinien)**

Mit 17 Abbildungen im Text

Eingegangen am 15. März 1955

Der Sexualdimorphismus ist bei Insekten sehr verbreitet, im allgemeinen gut bekannt und in den beschreibenden systematischen Arbeiten weitgehendst ausgenutzt. Trotzdem bleiben unsere Kenntnisse über die wirkliche Natur dieser Erscheinung sehr mangelhaft. Nur das Problem der primären sexuellen Charaktere scheint verhältnismäßig geklärt. Die Unterschiede in den reproduktiven Funktionen beider Geschlechter müssen ihren Ausdruck auch in morphologischen Strukturen finden, obgleich es nicht immer leicht ist, die wirklichen funktionellen Zusammenhänge festzustellen. Demgegenüber sind die Gesetzmäßigkeiten der sekundären sexuellen Charaktere, die, mindestens unmittelbar, mit der Reproduktion nichts zu tun haben, bis jetzt sehr wenig erforscht. Es gibt keine annehmbare Theorie, die eine einheitliche Erklärung der Entstehung und der biologischen Bedeutung der sekundären sexuellen Charaktere gibt.

In den Bänden IX und X des modernen Handbuches: PIERRE P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, in den Kapiteln, die durch L. BERLAND, F. BERNARD, J. BOURGOGNE, R. JEANNEL, R. PAULIAN, P. PESSON, R. POISSON und E. SÉGUY geschrieben wurden, findet man eine bedeutende Anzahl deskriptiver Angaben, einige Interpretationen (wie z. B. die der „rein ornamentalen“ Charaktere bei den Coleoptera) aber keine umfassende Erklärung dieser Phaenomena.

Die Anschauungen von A. HANDLIRSCH (1928, 1929) stehen nicht mit den modernen biologischen Ideen im Einklang. Niemand meint gegenwärtig, daß die phylogenetische Evolution auf Grund der selektiven Auswahl und Steigerung kleiner zufälliger individueller Va-

rianten vor sich gehen kann. Diese Idee steht mit den Ergebnissen der genetischen Forschung im Widerspruch. Andererseits kann die rein orthogenetische Auffassung der Evolution im Sinne EIMERS heute nicht ihre Anhänger finden, trotz der Behauptung von HANDLIRSCH, die „... orthogenetische Prozesse ... treten allgemein hervor, sowohl in der Morphologie als in der Ökologie“. Außerdem scheint es unauf-  
faßbar, warum A. HANDLIRSCH die Selektion mit Bezug auf die Evolution der Arten ablehnt und sie für die Evolution der Tiergemeinschaften, „... als Ausmerzerin alles unter den gegebenen Bedingungen nicht Lebensfähigen bzw. als Erhalterin des Lebensfähigen“ annimmt.

Mehrere gegenwärtige Autoren beschäftigen sich mit den Beschreibungen der dazu gehörenden Tatsachen, geben aber keine eigentlichen Erklärungen der Erscheinung selbst (s. Schrifttum).

Wie und warum entstehen und welche Bedeutung haben die sekundären sexuellen Charaktere, dies bleibt bis jetzt fast unbekannt.

In diesem Sinne bieten uns die Ameisen eine gute Möglichkeit dieses Problem aufzugreifen. Erstens, weil die biologische Rolle des Männchens von der des Weibchens grundverschieden ist. Die Männchen spielen im Leben einer Ameisenkolonie eigentlich nur als Träger der Erbmasse und ihres Wechsels eine Rolle. Das Leben des Männchens, das mit den täglichen „vegetativen“ Funktionen der anderen Mitglieder einer Kolonie nichts zu tun hat, dauert nicht lange und erlischt einige Stunden nach dem Verlassen des Nestes zum Hochzeitsflug. Im Gegensatz dazu lebt das Weibchen dauernd und, mindestens am Anfang während seiner selbständigen Tätigkeit, steht es ständig in einer unmittelbaren Berührung mit der Außenwelt, so daß die Faktoren der Selektion auf das Weibchen eine viel größere Einwirkung ausüben sollten als auf das Männchen.

Demzufolge sollten die Männchen unter allen Umständen hinsichtlich Ausbildung ihrer sekundären sexuellen Charaktere viel weniger von den Einwirkungen der veränderlichen Bedingungen der Umwelt beeinflußt sein und könnten so „Phantasien der Natur (SEWALL WRIGHT) entwickeln, während die Evolution des Weibchens von der Notwendigkeit sich an die Bedingungen der Umwelt anzupassen, abhängig ist.

Zweitens aber gibt es Fälle, wo der Unterschied in diesem Sinne bis auf ein geringes Maß reduziert ist. Die arbeiterlosen sozial-parasitischen Ameisen, die nur durch Weibchen und Männchen vertreten sind und in den Nestern anderer selbständiger Arten, ihrer

Wirtsameisen, leben, niemals das Nest verlassend, sollten unter solchen Umständen eine Tendenz zum Ausgleich der sekundären sexuellen Charaktere offenbaren, da die Lebensbedingungen für beide Geschlechter gleich oder fast gleiche sind. Natürlich können gewisse spezielle Bedingungen, die eventuell hinzukommen, diese Tendenz hemmen oder sogar vollkommen unterdrücken, so daß jeder einzelne Fall individuell betrachtet werden muß. So z. B. könnten eventuell die Männchen der sozialparasitischen Ameisen verhältnismäßig degeneriert, und dadurch der Sexualdimorphismus schärfer ausgeprägt sein.

Drittens, wenn man nur bei den sozialparasitischen, arbeiterlosen Ameisen eine solche Tendenz zum progressiven Ausgleich der Unterschiede der sekundären sexuellen Charaktere beobachten kann, so könnten wir annehmen, daß nur die Unterschiede des Selektionsdruckes für die Ausbildung dieser Charaktere ausschlaggebend sind. Wenn es aber ähnliche Tendenzen auch bei einigen selbständig lebenden, „normalen“ Ameisen gibt, so müssen wir andere Faktoren suchen, die diese Tendenzen hervorrufen und aufrechterhalten können.

Viertens. Eine Möglichkeit, daß es in diesem Sinne eine allgemeine, für die ganze Familie der *Formicidae* nachweisbare Tendenz gibt, ist prinzipiell auch nicht ausgeschlossen. Die reelle Existenz einer solchen Tendenz könnte als ein Beweis der orthogenetischen Natur des Vorganges gedeutet werden.

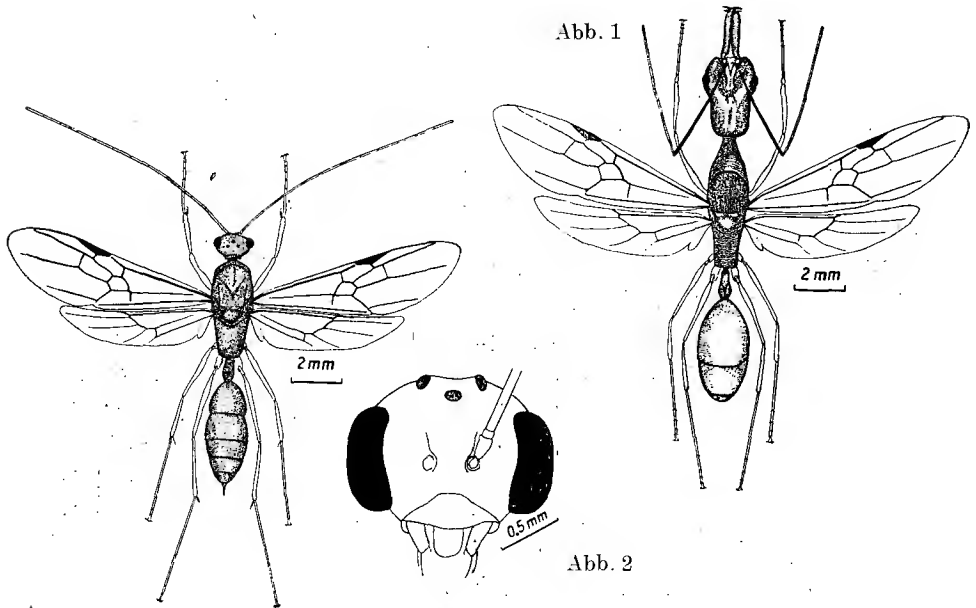
Da für die larvalen Stadien kaum nähere Angaben vorliegen, können in dieser Arbeit nur die Verhältnisse bei den Imagines berücksichtigt werden.

### Einige Beispiele des Sexualdimorphismus bei den Ameisen

Um die nachfolgende Besprechung zu erleichtern zunächst einige Beispiele des Sexualdimorphismus, die sich auf gewisse für selbständig lebende Ameisengattungen typische Fälle beziehen.

1. *Odontomachus chelifer* Latr. (Abb. 1 und 2). Das ist ein Vertreter der primitiven Unterfamilie *Ponerinae*, deren genaue systematische Lage noch nicht endgültig bestimmt ist. Der Sexualdimorphismus ist im allgemeinen sehr stark ausgeprägt. Der Kopf des Weibchens hat eine sehr charakteristische Form, gut entwickelte lange Mandibeln, die fast in der Mitte des Kopfvorderrandes eingelenkt sind, verhältnismäßig kleine laterale Fazettenaugen und 12gliedrige fadenförmige Antennen, deren Schaft relativ wie absolut sehr lang

ist (Abb. 1). Das Männchen hat im Gegenteil, einen ziemlich kleinen rundlichovalen Kopf, mit stark reduzierten Mandibeln, sehr großen Fazettenaugen und verhältnismäßig (im Vergleich mit dem Weibchen) größeren Ozellen, sowie sehr lange 13gliedrige Antennen, deren Schaft äußerst kurz ist, das erste Geißelglied schmal und ringförmig und die distalen elf Glieder gegen das Ende fortschrei-



tend kürzer und je nach der Art entweder gleich dünn oder gegen die Spitze etwas dünner, so daß die Antennen borstenförmig oder fadenförmig (in unserem Fall) sind (Abb. 2).

Das Pronotum des Weibchens ist viel mehr nach vorn vorgerückt und am Mesonotum fehlen die MAYRSchen Furchen, die im allgemeinen nur für das Männchen typisch sind. Die abdominalen Segmente sind beim Weibchen stärker differenziert als beim Männchen. Die Flügeläderung ist gleich in beiden Geschlechtern und für die ganze Familie *Formicidae* primitiv, d. h. ähnlich dem am wenigsten reduzierten und spezialisierten Sammeltypus. Am Hinterflügel sieht man im analen Teil ein durch eine Falte getrenntes Läppchen, das an *Vannus* oder *Neala* erinnert und offenbar eine nur für die Gattungen *Odontomachus* und *Anochetus* typische Bildung darstellt. Diese Eigenschaft zeigt keine sexuellen Unterschiede.

Außerdem ist das Männchen ein wenig kleiner und schlanker als das Weibchen.

2. *Paraponera clavata* F. (Abb. 3 und 4). Das ist eine südamerikanische und für die Unterfamilie *Ponerinae* typische Gattung. Der Kopf des Weibchens ist quadratisch, mit starken Mandibeln, die im Vergleich mit den von *Odontomachus* weniger spezialisiert sind, d. h. mehr an den üblichen Typus erinnern, mit hoch gelegenen Fazettenaugen und mit 12gliedrigen Antennen, deren etwas keulenförmige Geißel aus verhältnismäßig mehr differenzierten Gliedern besteht (Abb. 3). Das Männchen ist bedeutend kleiner und schlanker als das

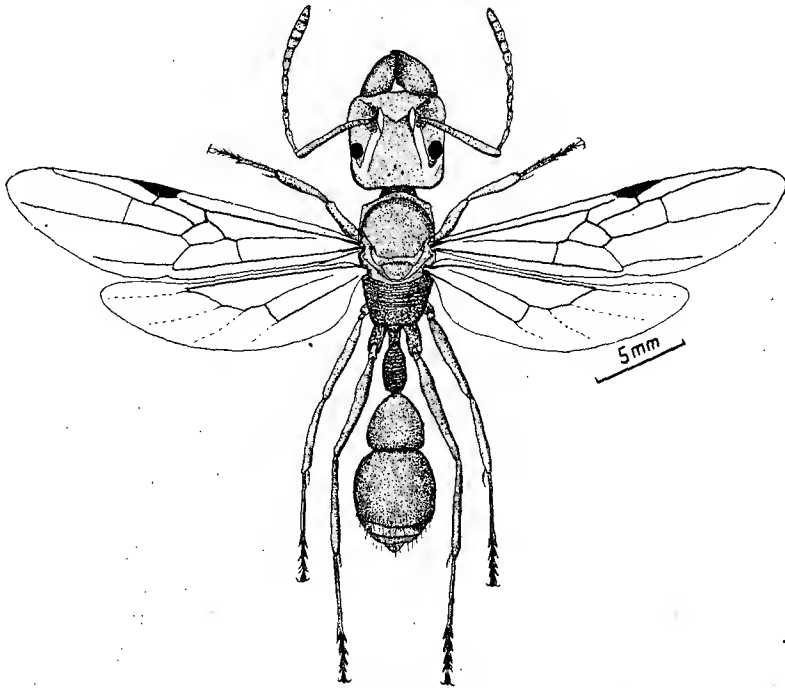


Abb. 3

Weibchen. Sein Kopf ist quer abgerundet und hat stark gewölbte Fazettenaugen; die Mandibeln sind etwas reduziert, jedoch nicht so stark wie bei *Odontomachus*, am Innenrand ohne Zähne und mit abgerundeter Spitze, wahrscheinlich noch funktionsfähig.

Die Antennen des Männchens sind dünn und fadenförmig, mit ein wenig verdicktem Schaft, ringförmigem ersten Geißelglied und mit distalen Gliedern, deren Länge fortschreitend, wenn auch sehr wenig apicalwärts abnimmt (Abb. 4).

Das Pronotum des Weibchens ist nur sehr wenig nach vorn vorgeschoben, während das Mesonotum wohl entwickelt ist und keine

Parapsidalfurchen hat, die bei *Odontomachus* gut ausgeprägt sind (die beiden Eigenschaften sind als progressive morphologische Züge von *Paraponera* zu betrachten). Das Pronotum des Männchens ist

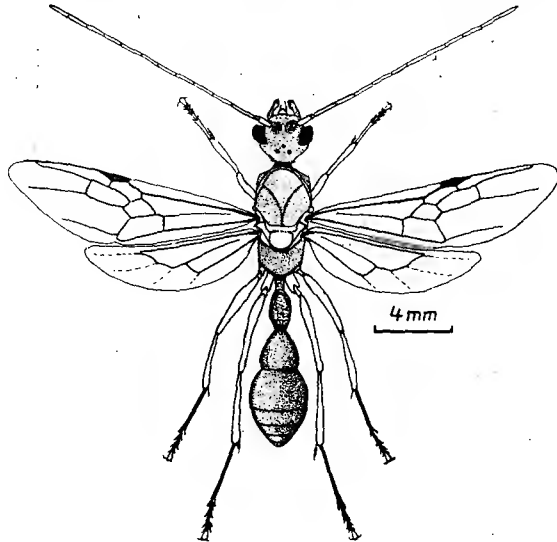


Abb. 4

annähernd so wie beim Weibchen gebaut. Dagegen besitzt das Mesonotum gut entwickelte MAYRSche Furchen. Die parapsidalen Furchen fehlen.

Die Flügeläderung ist in beiden Geschlechtern gleich und zeichnet sich durch ihre für die Ponerinae typische Gestaltung im allgemeinen aus, sowie auch durch die gewisse Reduktion der distalen Teile aller Längsadern am Hinterflügel. Die Differenzierung der abdominalen Segmente ist beim Weibchen ein wenig weiter fortgeschritten als beim Männchen.

3. *Pseudomyrmex gracilis* F. (Abb. 5 und 6). Unterfamilie *Pseudomyrmicinae*. Die Körpergröße ist fast gleich in beiden Geschlechtern. Die Antennen haben dieselbe Gliederzahl, d. h. 12. Das bedeutet, daß der in den anderen Unterfamilien übliche Unterschied (Weibchen 12, Männchen 13 Glieder) keine funktionelle Bedeutung hat. Dieser Unterschied gehört zu jenen kleinen Dingen, welche, wie A. HANDLIRSCH sagt (l. c., S. 1338), „... ganz sonderbar und teleologisch wohl kaum zu begreifen sind“.

Zwar ist der Bau der Antennen sehr verschieden. Das Weibchen hat einen ziemlich langen Fühlerschaft und eine mäßig lange Geißel,

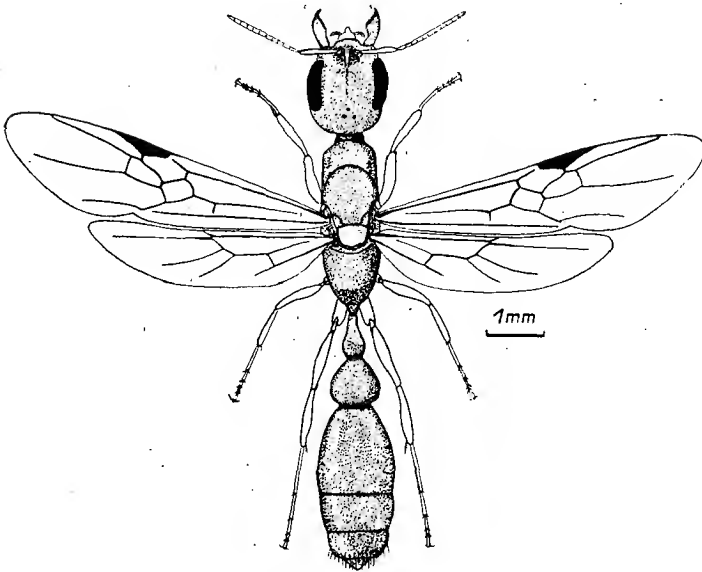


Abb. 5

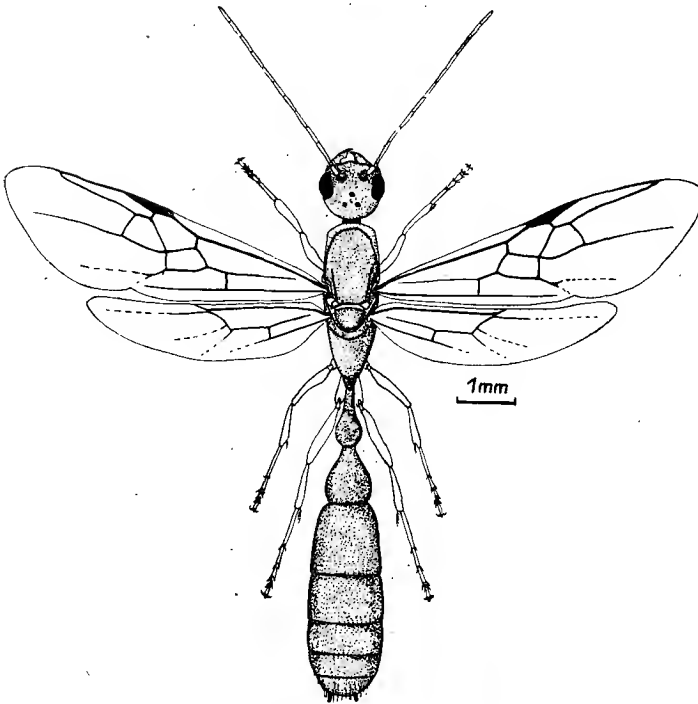


Abb. 6

deren Glieder untereinander nur sehr wenig differenziert sind. Die Antennen des Männchens dagegen sind dünn, fadenförmig, mit sehr kurzem und ein wenig verdicktem Schaft, mit kurzem und dünnem ersten Geißelglied und sehr wenig differenzierten distalen Gliedern. Die Verhältnisse sind denen von *Paraponera clavata* ähnlich, aber die Antennen selbst sind verhältnismäßig weniger lang.

Der Kopf des Weibchens ist unverhältnismäßig groß und besitzt starke Mandibeln und sehr große Fazettenaugen. Im Gegensatz dazu ist der Kopf des Männchens verhältnismäßig klein, von vorne gesehen rundlich, mit weniger großen, aber stark gewölbten Fazettenaugen und mit drei Ozellen, die größer als die des Weibchens sind (die letzte Erscheinung kommt auch bei einigen anderen Ameisengruppen vor und weist darauf hin, daß die Evolution der Fazettenaugen bzw. der Ozellen voneinander unabhängige Phänomene darstellen). Im Bau des Thorax beobachtet man denselben Unterschied wie bei *Odontomachus*, d. h. das Pronotum des Weibchens ist mehr nach vorn vorgeschoben als beim Männchen. Die mesonotalen Furchen sind beim Weibchen verwischt, während beim Männchen die MAYRSchen Furchen gänzlich fehlen und nur die parapsidalen mehr oder weniger angedeutet sind (in diesem Sinne scheint die Verschmelzung der thorakalen Sklerite weiter fortgeschritten).

Die Flügeläderung sowie der Bau der zwei petiolaren Segmente zeigen keine wesentlichen Unterschiede. Die abdominalen Segmente sind beim Weibchen etwas stärker differenziert.

Im ganzen gibt uns die Gattung *Pseudomyrmex* eine eigentümliche Kombination primitiver und sekundärer Charaktere, die, mindestens in dieser Form keine Analogien in anderen Ameisengruppen hat.

4. *Wasmannia auropunctata* Roger (Abb. 7 und 8). Diese Gattung gehört zu dem rein neotropikalen Tribus *Ochetomyrmecini* der Unterfamilie *Myrmicinae*. Innerhalb der Gattung *Wasmannia* nimmt *Wasmannia auropunctata* eine besondere Lage ein. Das Weibchen dieser Art ist außergewöhnlich groß, größer als die Weibchen in anderen Arten dieser Gattung, die monomorphe Arbeiterin dagegen ist kleiner als die der anderen Arten. Diesen mehr akzentuierten Dimorphismus des weiblichen Geschlechtes samt einigen anderen Eigenschaften dieser Art (S. KUSNEZOV 1952) wollen wir als sekundäre Erscheinungen betrachten und die absolute Größe des Weibchens als ein Ergebnis der evolutiven Zunahme der Körpergröße interpretieren.



Desto mehr scheint es auffällig, daß das Männchen so lang wie das Weibchen und nur ein wenig schlanker ist. Dieses Verhältnis stellt unter allen bis jetzt untersuchten Ameisen eine Ausnahme dar. Außer-

Abb. 7

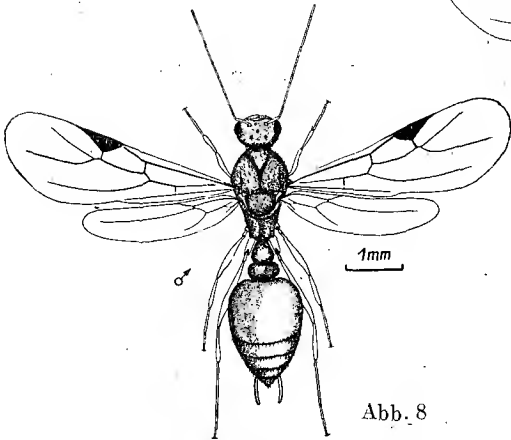
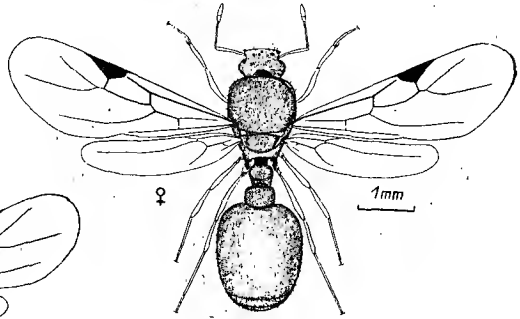


Abb. 8

dem ist zu bemerken, daß die Männchen dieser Art, auch eine Ausnahme, ziemlich selten zu finden sind, so daß auch eine fakultative Parthenogenese nicht ausgeschlossen scheint.

Die Flügeläderung ist gleich in beiden Geschlechtern und gilt als ein ausreichendes Mittel zur Identifizierung. Die Einzelheiten des Körperbaues sind dagegen sehr verschieden, speziell der Kopf und seine Extremitäten. Die Antennen des Männchens sind primitiv, 13-gliedrig, fadenförmig (annähernd wie bei *Odontomachus*, aber nicht so lang wie bei dieser letzten Gattung). Die Antennen des Weibchens sind in ihrem Bau mehr fortgeschritten als bei den drei früher erwähnten Gattungen, haben nur 11 Glieder und sind in drei Teile sehr deutlich differenziert, d. h. 1) Fühlerschaft, 2) acht proximale Glieder, die sehr kurz, dünn und untereinander fast gleich sind, und 3) eine dicke terminale Keule, die aus zwei Endgliedern besteht.

Das Mesonotum des Männchens hat gut entwickelte *Marksche* und parapsidale Furchen (die ersteren sind sogar besser entwickelt als bei *Odontomachus*), die beim Weibchen gänzlich fehlen. Das Pronotum ist, von oben gesehen, fast vollkommen durch das wohlentwickelte Mesonotum bedeckt, so daß man beim Weibchen nur die weit abgerundeten Schulterecken sieht, während man beim Männchen in diesem Fall nur das Mesonotum sehen kann. Die petiolaren Segmente

sind beim Weibchen und Männchen verschieden gebaut. Der Grad der Differenzierung der abdominalen Segmente ist beim Weibchen höher als beim Männchen. Es sei noch hinzuzufügen, daß die Fazettenaugen und die Ozellen des Männchens größer und die Mandibeln weniger entwickelt als beim Weibchen sind.

5. *Cephalotes atratus* L. (Abb. 9 und 10). Das ist eine baumlebende, in den tropischen und feuchten Regionen von Südamerika sehr gewöhnliche Ameisenart, die zu dem rein neotropikalischen Tribus *Cephalotini* gehört.

Während die Flügeladerung beider Geschlechter praktisch ganz identisch scheint, sind die Unterschiede der Körpergrößen und des

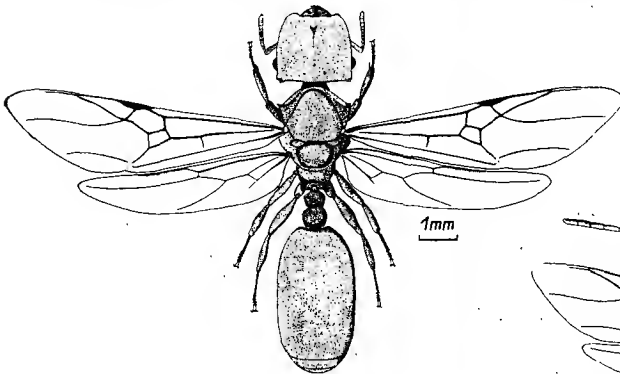


Abb. 9

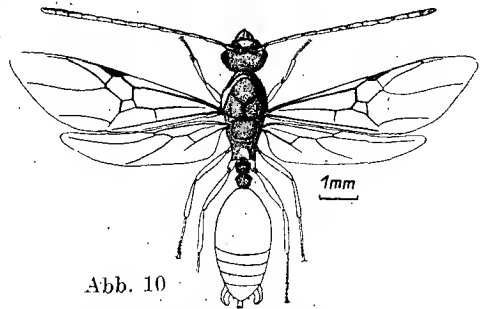


Abb. 10

Körperbaues sehr groß, so daß man auf dem ersten Blick das Weibchen und das Männchen nicht zu ein und derselben Art oder sogar Gattung rechnen möchte.

Das Weibchen ist bedeutend größer (auch größer als die größten Arbeiterinnen, die im allgemeinen einen unvollkommenen, kontinuierlichen Polymorphismus aufweisen) und hat einen sehr spezialisierten Kopf mit sehr breiter abgeflachter Stirn und mit sehr tiefen und langen lateralen Stirnleisten, unter denen die Antennen ganz untergebracht werden können, gut differenzierte 11gliedrige Antennen, seitlich gelegene stark gewölbte Fazettenaugen und drei kleine Ozellen. Das Pronotum des Weibchens ist gut entwickelt, seitlich und vorne deutlich hervorragend. Das Mesonotum ist mäßig gewölbt und besitzt keine paräpsidalen Furchen. Die abdominalen Segmente sind

äußerst stark verschieden, so daß das erste Segment von oben gesehen viel länger als alle anderen Segmente zusammen ist. Die Beine sind verhältnismäßig kurz und kräftig.

Das Männchen zeigt im allgemeinen bedeutend primitivere Züge. Der Kopf ist nicht spezialisiert und sein Bau erinnert an die bis jetzt erwähnten Gattungen mit einigen Unterschieden sekundärer Ordnung. In diesem Sinne kann man sagen, daß das Männchen mehr die primitiveren morphologischen Charaktere behalten hat als das Weibchen. Im einzelnen seien die Antennen und die Mandibeln erwähnt. Die Antennen sind 13gliedrig, d. h. so wie bei *Odontomachus*, *Paraponera* und *Wasmannia*, aber der Grad der Differenzierung der Glieder ist höher als bei allen diesen Gattungen, und zwar sind die Antennen nicht fadenförmig, sondern nach der Spitze zu allmählich verdickt, der Fühlerschaft, obgleich kurz, ist dicker als jedes der zwei folgenden Glieder, das erste Geißelglied ist ringförmig kurz, und das zweite länger als jedes der folgenden. Die Mandibeln sind fast so gut entwickelt wie beim Weibchen, vollkommen funktionsfähig und sind in diesem Sinne mit den mehr oder weniger reduzierten Mandibeln von *Odontomachus* oder *Paraponera* nicht vergleichbar. Der Innenrand der Mandibeln ist beim Männchen von *Cephalotes* deutlich gezähnt. Der Kopf selbst ist quer, breiter als lang, mit nicht sehr großen aber stark gewölbten Fazettenaugen. Die MAYRSchen Furchen sind tief und im Vergleich mit allen vorher erwähnten Gattungen, besser entwickelt; die parapsidalen Furchen sind deutlich. Sonst ist der Thorax ähnlich wie beim Weibchen gebaut. Die abdominalen Segmente des Männchens sind weniger differenziert, so daß nur das erste Segment ungefähr so lang wie alle anderen untereinander fast gleichen Segmente zusammen.

Man kann noch hinzufügen, daß die Männchen von *Cephalotes atratus* im Vergleich mit den Weibchen in den Nestern in einer größeren Anzahl reproduziert sind. So sind z. B. in einem in Loreto, Misiones, am 14. August 1949 gefundenen Nest insgesamt 636 Männchen und nur 158 geflügelte, d. h. junge Weibchen gesammelt worden, was annähernd 80 % bzw. 20 % entspricht.

Eine solche numerische Überlegenheit der Männchen ist im allgemeinen für die Ameisengruppen typisch, deren Männchen bedeutend kleiner als die Weibchen sind.

6. *Crematogaster hyperphyes* Kusnezov (Abb. 11). Systematische Beschreibung der Art siehe in: Folia Universitaria, Universität von Cochabamba, Bolivien, 1953, n° 6, S. 215—217). Diese Art gehört

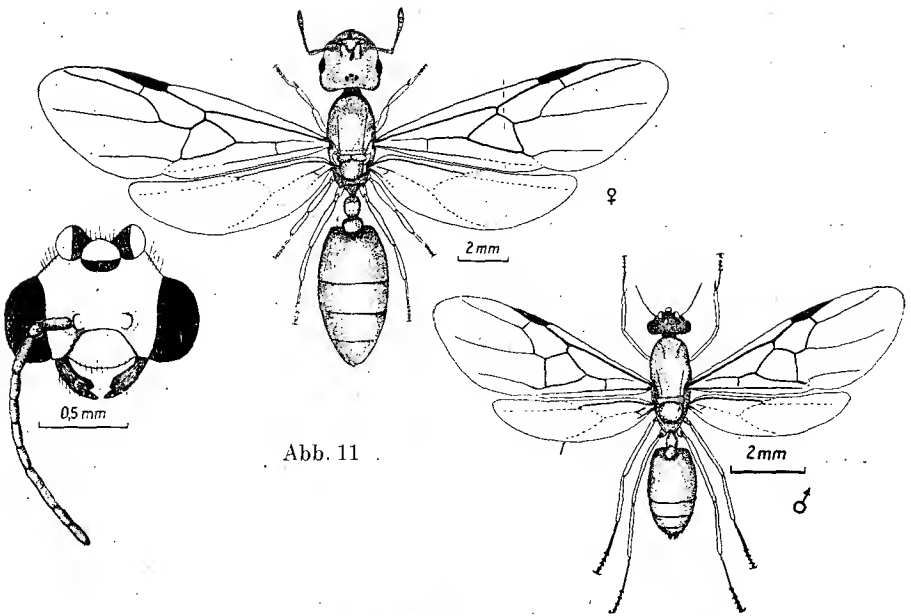


Abb. 11

zu der Untergattung *Orthocrema*, die sich u. a. durch die verhältnismäßig sehr großen Weibchen unterscheidet, während die Männchen von der für die Gattung *Crematogaster* „normalen“ Größe sind. Dadurch entsteht sehr starker Unterschied der Körpergröße, wie man es auf der Abb. 11 sehen kann. Von den Einzelheiten seien die folgenden erwähnt.

**Weibchen.** Der Kopf ist subquadratisch, mit kräftigen Mandibeln, 11gliedrigen, gut differenzierten Antennen (1. Fühlerschaft, 2. kleine und dünne proximale Glieder der Geißel, 3. die distale Keule, die von dem Rest der Geißel nicht scharf abgegrenzt ist), mit den gewölbten, mäßig großen Fazettenaugen und verhältnismäßig großen Ozellen. Am Thorax ist das Mesonotum so stark entwickelt, so daß das Pronotum von oben gesehen, nur als schmale bogenförmige Kante erscheint. Die parapsidalen Furchen sind sehr gut entwickelt, verhältnismäßig lang und geradlinig. Die abdominalen Segmente sind etwas weniger als beim Männchen differenziert. Die Beine sind kurz und kräftig.

**Männchen.** Kopf subtrapezoidal. Mandibeln mit den Anzeichen beginnender Reduktion, d. h. verhältnismäßig schlank, mit nur zwei Endzähnen, offenbar funktionsfähig. Antennen 11gliedrig, also gleich wie beim Weibchen, aber ganz anders gebaut, d. h. mit einem sehr kurzen Schaft, kugeligem zweiten Glied (das ist eine speziell für die Gattungen *Pheidole*- und *Solenopsis* typische Erscheinung), ver-

hältnismäßig langem dritten Glied, und mit dem fadenförmigen, distalen Teil, der aus acht untereinander fast ganz gleichen Gliedern besteht. Die Fazettenaugen sind ungewöhnlich groß und stark gewölbt. Die drei Ozellen zeichnen sich durch ihre sehr übertriebene Entwicklung aus, die unzweifelhaft mit der nächtlichen Aktivität des Männchens in Beziehung steht. Das Mesonotum bedeckt vollkommen das Pronotum und hat deutliche parapsidale Furchen, während die MAYRSchen Furchen nur vorne angedeutet sind. Die abdominalen Segmente sind etwas mehr als beim Weibchen differenziert.

7. *Iridomyrmex detectus* F. Smith (Abb. 12 und 13). Das ist eine australische Art, deren Sexualdimorphismus dem der südamerikani-

Abb. 12

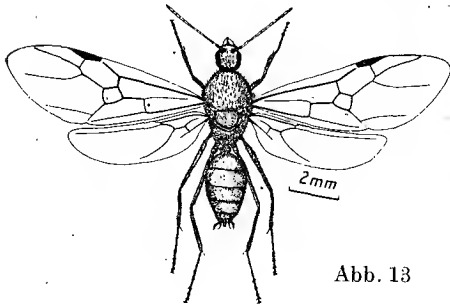
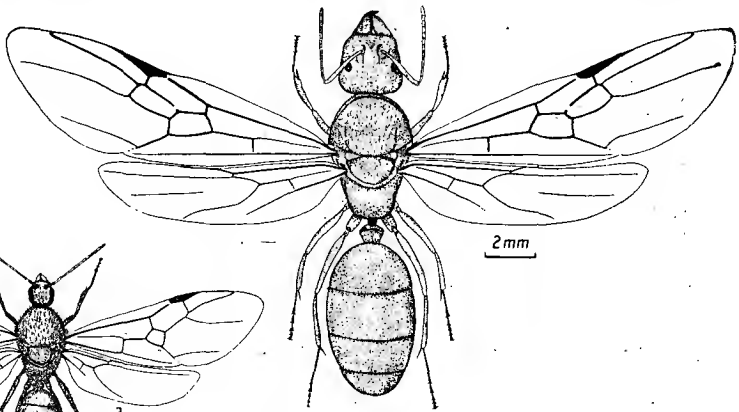


Abb. 13

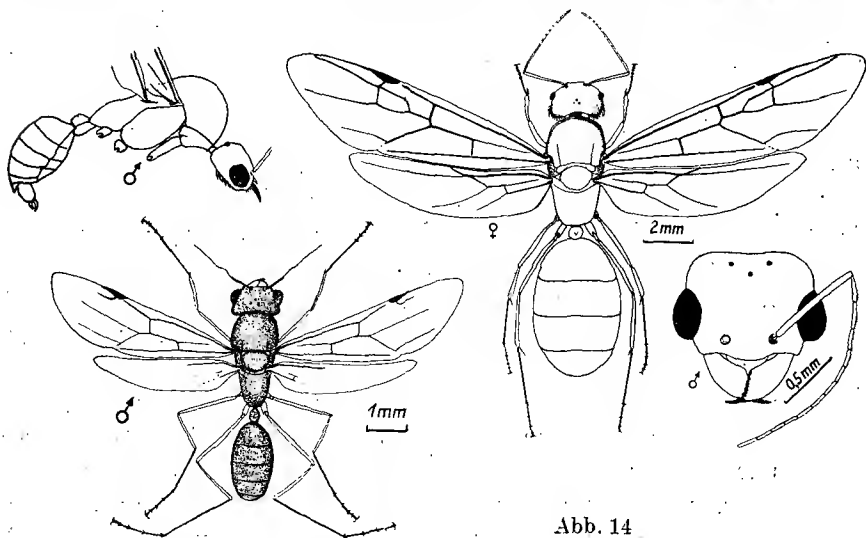
schen Formen derselben Gattung ähnlich ist. Die Gattung gehört zu der Unterfamilie *Dolichoderinae*. Die auffallendsten morphologischen Züge des Sexualdimorphismus sind die folgenden.

Erstens, je nach dem Geschlecht verschiedene Flügeläderung, die beim Weibchen etwas primitiveren Zustand darstellt und fast so vollkommen wie bei den primitiven *Ponerinae* ist (s. oben Fig. 1—6). Während der Vorderflügel des Weibchens zwei ziemlich lange Cubitalzellen besitzt, hat das Männchen nur eine einzelne Cubitalzelle, die aber als ein äquivalent der beiden Cubitalzellen des Weibchens gedeutet werden soll. Auch am Hinterflügel sieht man eine gewisse Differenz und die schon verhältnismäßig reduzierte Äderung ist mehr gegen die Flügelbasis vorgeschoben.

Zweitens, muß man auch den bedeutenden Unterschied der Körpergröße erwähnen, und zwar ist das Weibchen viel größer als das Männchen. Die Mandibeln sind in den beiden Geschlechtern gut entwickelt und funktionsfähig. Die Antennen zeigen die üblichen Unterschiede der primitiveren Ameisengruppen, d. h. sie sind 12gliedrig beim Weibchen und 13gliedrig beim Männchen. Die Antennen des Weibchen bestehen aus dem langen Fühlerschaft, der den Hinterrand des Kopfes weit überragt, und aus der noch längeren Geißel, deren Glieder aber sehr wenig differenziert sind. Beim Männchen sind die Antennen fadenförmig oder fast borstenförmig, mit kurzem und dünnem Schaft, kugelförmigem zweiten Glied und mit wenig differenzierten distalen Gliedern, die gegen die Spitze progressiv kürzer werden. Die Augen des Männchens sind mäßig groß und der Kopf selbst absolut und relativ kleiner als beim Weibchen.

Von oben gesehen, sieht man am Thorax erstens die sehr starke Entwicklung des Mesonotums, so daß beim Männchen das Pronotum von oben fast vollkommen unsichtbar bleibt. Die parapsidalen Furchen sind bei den beiden Geschlechtern vorhanden. Die Mayrschen Furchen fehlen aber gänzlich beim Männchen. Die abdominalen Segmente sind verhältnismäßig wenig differenziert. Die Beine des Weibchens sind kürzer und kräftiger als beim Männchen.

8. *Dorymyrmex planidens* Mayr. (Abb. 14). Diese Art gehört zu derselben Unterfamilie *Dolichoderinae* und ist als weitere Fortsetzung der phyletischen Linie zu betrachten, die in der Gattung *Iridomyrmex*



ihre primitivsten Vertreter hat. In dieser Gattung weist der Sexualdimorphismus der Flügeläderung eine weitere Entwicklung auf, und zwar auf die Art und Weise, daß beim Männchen die Radialzelle offen ist, daß die einzige Cubitalzelle nicht geschlossen ist und offenbar den beiden Cubitalzellen samt der Discoidalzelle des Weibchens entspricht. Außerdem ist das ganze Äderungssystem des Weibchens mehr gegen den Vorderrand der Flügel vorverlegt, als es bei *Iridomyrmex* der Fall ist. Am Hinterflügel beobachtet man auch eine wesentliche Differenz zwischen den beiden Geschlechtern. Während die Äderung beim Weibchen an die von *Iridomyrmex* erinnert, ist sie beim Männchen stark reduziert und nur auf den proximalen Teil der Flügel begrenzt. In diesem Sinne sind die Unterschiede der Geschlechter stärker als bei *Iridomyrmex* ausgeprägt. In verschiedenen Formen tritt diese Erscheinung auch in den anderen Arten der Gattung *Dorymyrmex* sowie in der verwandten Gattung *Conomyrma* auf, wo aber die fortschreitende Reduktion der Äderung beim Weibchen und relative Stabilität der schon stark reduzierten Äderung beim Männchen zum gewissen Ausgleich des Sexualdimorphismus führen, so daß man schließen kann, daß der Dimorphismus in den extremen Punkten dieser phyletischen Linie weniger als zwischen diesen Punkten ausgeprägt ist. Der Unterschied der Äderung erreicht seinen maximalen Ausdruck in der Gattung *Araucomyrmex*, die in dem System eine mittlere Lage zwischen *Iridomyrmex* und *Dorymyrmex* einnimmt und sich durch die *Iridomyrmex*-ähnliche Äderung des Weibchens und die *Dorymyrmex*-ähnliche des Männchens auszeichnet (die Arbeiterinnen sind vom *Dorymyrmex*-Typus). Die Reduktion der Äderung beim Männchen erfolgt sprunghaft und die zwei sehr verschiedenen Formen der Äderung bilden eine scharfe Grenze zwischen *Iridomyrmex* einerseits und *Araucomyrmex*-*Dorymyrmex* andererseits, während die Äderung des Weibchens keine scharfe Grenze zwischen *Iridomyrmex* und *Araucomyrmex* aufweist.

Eine andere bemerkenswerte Erscheinung stellen gewisse morphologische Strukturen des männlichen Geschlechtes dar, die mehr oder weniger an die weiblichen erinnern und als Symptome der „Verweiblichung“ gedeutet werden können. So ist z. B. der Kopf des Männchens nicht sehr von dem des Weibchens verschieden; relativ ist er sogar größer als beim Weibchen und hat eine sehr ähnliche Form. Die bedeutend größeren Fazettenaugen stehen mit der spezifischen Funktion des Männchens im Zusammenhang. Die Mandibeln des Männchens sind sehr gut entwickelt, haben einen scharfen und langen Endzahn und gezähnten Innenrand. Selbst die Antennen (Abb. 14)

sind sehr ähnlich gebaut, in beiden Geschlechtern fadenförmig, 12- bzw. 13gliedrig, mit dem Schaft, der auch beim Männchen ziemlich lang, trotzdem nicht so wie beim Weibchen, ist. Bei allen anderen bis jetzt erwähnten Gattungen findet man nicht eine solche Ähnlichkeit. Auch in den Einzelheiten beobachtet man einen gut ausgeprägten Parallelismus. So sind z. B. die Glieder der Geißel in den beiden Geschlechtern gegen die Spitze progressiv kürzer. Diese Erscheinung ist zweifellos sekundär und in verschiedenen Arten derselben Gattung *Dorymyrmex* verschiedenartig entwickelt. Wie wir schon vorher betont haben, sind die männlichen Antennen von *Iridomyrmex* noch primitiv und (speziell in der südamerikanischen Art *Iridomyrmex humilis*) der erste Beginn des bei *Dorymyrmex* viel vollkommener entwickelten Vorganges.

Mit Bezug auf den Bau des Thorax kann man sagen, daß das Männchen weiter fortgeschritten ist als das Weibchen, und zwar ist das Mesonotum des Männchens äußerst stark entwickelt, stark gewölbt und verhältnismäßig groß, so daß man das Pronotum von oben nicht sehen kann, während sich beim Weibchen das Pronotum von oben gesehen, wie eine hogenförmige Umrahmung an den Vorderrand des Mesonotum anschließt. In anderen Formen beobachtet man ähnliche Verhältnisse bei *Odontomachus* und *Pseudomyrmex*, d. h. bei Gattungen, die in dem System von *Dorymyrmex* sehr weit entfernt sind und mit dieser Gattung keine nähere Verbindung haben. Das bedeutet, daß morphologisch ähnliche Phänomene in verschiedenen Gruppen voneinander unabhängig entstehen können und daß es in diesem Sinne keine zusammenhängenden Linien gibt, die in jedem Falle als Anzeichen eines phyletischen Zusammenhanges gedeutet werden könnten.

Die MAYRSchen Furchen fehlen beim Männchen gänzlich und die parapsidalen Furchen sind weniger angedeutet als beim Weibchen. Während die Beine des Weibchens „normal“ zu sein scheinen, zeichnen sich die des Männchens durch ihre „übertriebene“ Länge aus. Außerdem ist das Männchen viel kleiner als das Weibchen.

9. *Camponotus chilensis* Spinola. (Abb. 15 und 16). Die Gattung gehört zu der Unterfamilie *Formicinae*, die eine der mehr fortgeschrittenen innerhalb der Familie *Formicidae* ist. In der Morphologie dieser Unterfamilie vereinigen sich eigentümlicherweise sowohl die primitiveren, wie auch die sekundären Charaktere. Zu der ersten Gruppe gehören z. B. die morphologischen Eigenschaften der Antenne und der Mundwerkzeuge, zu der letzteren bzw. der komplizierte



Bau des Kaumagens (Proventriculus), die Reduktion des Stachels und der Giftdrüsen, die in anderen Unterfamilien entwickelt, in der Unterfamilie *Formicinae* aber durch einen eigentümlichen Schutzapparat

Abb. 15

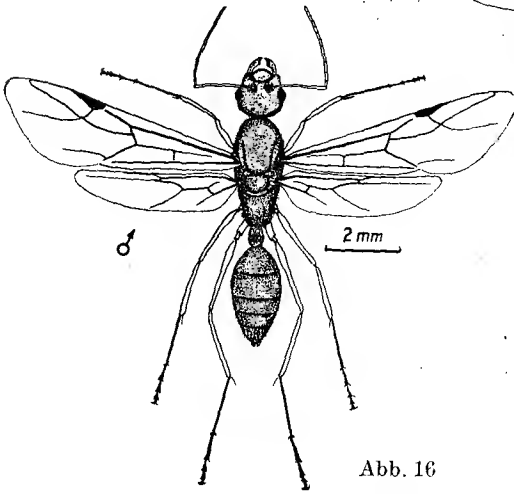
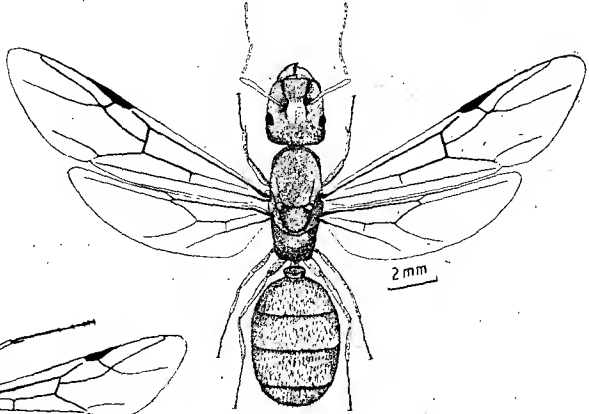


Abb. 16

ersetzt sind usw. Das ist eine Kombination der primitiveren und der sekundären Charaktere.

Die morphologischen Phänomene der „Verweiblichung“ des männlichen Geschlechtes sind wie bei *Dorymyrmex* gut ausgeprägt. Die Mandibeln sind beim Männchen funktionsfähig, trotzdem nicht so gut entwickelt wie beim Weibchen, die 13gliedrigen Antennen des Männchens sind fadenförmig, mit langem Schaft, der verhältnismäßig sogar länger als beim Weibchen ist. Die Form des Kopfes ist der des Weibchens ziemlich ähnlich; jedenfalls bleibt der Unterschied sehr gering. Der Thorax ist durch besonders starke Entwicklung des Mesonotum ausgezeichnet, mit den der Gattung *Dorymyrmex* ähnlichen Unterschieden zwischen den beiden Geschlechtern. Die Flügeladerung ist gleich in beiden Geschlechtern. In diesem Sinne ist *Camponotus* von *Dorymyrmex* sehr verschieden. Die Form der Antennen, und zwar der lange Schaft ist auch in den anderen Gattungen dieser

Unterfamilie zu beobachten. Unter den südamerikanischen *Formicinae* findet man fast dasselbe bei der primitiveren patagonischen Gattung *Lasiophanes*, mit dem Unterschied, daß der Schaft annähernd nur  $\frac{1}{3}$  so lang wie der der Geißel ist. Außerdem ist das Männchen von *Lasiophanes* fast so groß wie das Weibchen, während in den anderen Gattungen das Männchen immer kleiner ist.

Das bedeutet, daß die Tendenz zur „Verweiblichung“ des männlichen Geschlechtes viel weitere Verbreitung in dieser Unterfamilie hat, während sie unter den *Dolichoderinae* nur als eine sporadische Erscheinung auftritt.

Die MAYRSchen Furchen fehlen wie bei *Dorymyrmex*, die parapsidalen sind aber in den beiden Geschlechtern gut entwickelt. Das Mesonotum des Männchens ist weniger stark als bei *Dorymyrmex* entwickelt. Die abdominalen Segmente sind verhältnismäßig wenig differenziert.

### Besprechung der Tatsachen

1. Die Phänomene des Sexualdimorphismus beziehen sich sowohl auf die primären sexuellen Charaktere, die wir hier nicht besprechen, wie auch auf die sekundären. Es scheint zweckmäßig unter diesen letzteren drei Gruppen zu unterscheiden, und zwar erstens, die Charaktere, welche mit der reproduktiven Funktion indirekt im Zusammenhang stehen (Flugvermögen, Sinnesorgane, morphologische Einrichtungen, die die Kopulation erleichtern, wie z. B. die Umformung der Tarsen bei den Männchen von *Atta* oder *Carebarella*; — s. BORGMAYER 1948), zweitens, die, deren Unterschiede keine wesentlichen funktionellen Wechsel hervorrufen können (Anzahl der Antennenglieder, Flügeläderung, Verschmelzung der thorakalen Sklerite usw.), und drittens solche, die von der je nach dem Geschlecht verschiedenen Lebensdauer und den Lebensverhältnissen abhängen können (Mundwerkzeuge).

2. Im allgemeinen sind die beiden Geschlechter geflügelt. Es gibt aber eine Anzahl Ausnahmen, und zwar erstens, wenn das Weibchen vollkommen flügellos und im Vergleich mit den Arbeiterinnen sehr groß ist, zweitens, dort, wo die Männchen oder die Weibchen obligatorisch oder fakultativ ergatomorph sind, und drittens, bei einigen sozialparasitischen Ameisen, wo die Reduktion der Flügel beim männlichen Geschlecht mehr fortgeschritten scheint (z. B. *Teletomyrmex*, siehe KUTTER 1950), oder schließlich vollkommene Flügellosigkeit herrscht (*Anergates*, *Bruchomyrma*).

Die dichtadiformen Weibchen sind am besten als eine normale, gesetzmäßige Erscheinung in der Unterfamilie *Dorylinae* entwickelt. Dieses Phänomen steht in direktem Zusammenhang sowohl mit der Fruchtbarkeit des Weibchens wie auch, als eine logische Konsequenz, mit der Größe der Bevölkerung jeder einzelnen Kolonie und soll sekundär angesehen werden. Außerdem beobachtet man dichtadiforme Weibchen, jedoch in einer weniger ausgewählten Form in der Unterfamilie *Leptanillinae* und bei einigen Gattungen der Unterfamilien: *Ponerinae* (*Simopelta*, siehe BORGMEIER 1950), *Cerapachyinae* (*Acanthostichus*), wo sie somit rein sporadisch aber doch für die erwähnten Gattungen vollkommen gesetzmäßig auftreten.

Die typischen dichtadiformen Weibchen stehen durch Übergangsformen mit den typischen ergatomorphen Weibchen in Verbindung. Die letzteren sind in verschiedenen Ameisengruppen gefunden, und zwar sowohl in primitiveren, wo sie nicht sehr selten scheinen, wie auch, in diesem Fall als eine Seltenheit, in den mehr fortgeschrittenen (Unterfamilie *Myrmicinae*: *Pogonomyrmex*, *Crematogaster*, *Ocymyrmex*; Unterf. *Dolichoderinae*: *Leptomyrmex*). In der Gattung *Diacamma* ist der Unterschied zwischen dem Weibchen und der Arbeiterin sehr gering. In der Gattung *Leptogenys* (Unterf. *Lobopelta*) hat eine Art — *L. langi* von Guayana — ein normales, geflügeltes Weibchen. Bei *L. ergatogina* ist das Weibchen flügellos aber mit gut entwickelten Ozellen und einem Thorax von normaler weiblicher Struktur. Bei anderen Arten von *Lobopelta* gibt es eine Serie der Übergangsformen bis zum Zustand der vollkommen ergatomorphen Weibchen der Untergattung *Leptogenys* s. st. (WHEELER, 1933). Unter den argentinischen Arten der Gattung *Pogonomyrmex* gibt es zwei Arten, *P. laticeps* und *P. cunicularius*, deren Weibchen normalerweise ergatomorph sind (KUSNEZOV 1951). Beide Arten sind in ihren Verbreitungsgebieten häufig (Dominanten) und *P. cunicularius* ist außerdem sehr weit in Südamerika verbreitet. Demzufolge scheint es ganz unmöglich, den Ergatomorphismus des Weibchens als ein Symptom gewisser Degeneration zu betrachten. Das ist offenbar eine Erscheinung, die die Vitalität der Art negativ nicht beeinflußt. In der Gattung *Crematogaster* (*C. quadriformis* in Südamerika) gibt es sowohl normale große geflügelte Weibchen wie auch, fakultativ, ergatomorphe.

In der Evolution der selbständig lebenden Ameisen ist zuweilen das Flugvermögen bei beiden Geschlechtern in folgender Weise verschieden: in der Gattung *Eciton* sind die Männchen ausgezeichnete Flieger und die Weibchen dichtadiform. Dementsprechend ist der

Sexualdimorphismus stark ausgeprägt. Bei den sozialparasitischen Ameisen beobachtet man eine gewisse Tendenz zur Milderung dieses Dimorphismus, während andererseits durch eine Degeneration des männlichen Geschlechtes das Gegenteil hervorgerufen werden kann. Verschiedene Faktoren arbeiten jeweils bei der Ausbildung der morphologischen Züge des Sexualdimorphismus mit, und deshalb werden die anzunehmenden allgemeinen evolutiven Tendenzen immer weiter durch andere Faktoren mehr oder weniger verdeckt.

Dasselbe gilt auch für alle anderen Charaktere. Die Männchen besitzen besser entwickelte Fazettenaugen und eventuell Ozellen. Die letzteren, wie wir schon bei *Crematogaster* gesehen haben, können sogar stark übertrieben entwickelt sein. Es gibt keine wahrnehmbare, allgemein gültige Tendenz in diesem Falle und das Bild fluktuiert in den verschiedenen Gruppen.

Auf Grund aller vorhandenen Angaben kann man nur zwei mehr oder weniger deutlich ausgesprochene progressive Tendenzen feststellen, die aber keine zusammenhängenden Linien darstellen, sondern Ergebnisse von Faktoren sind, welche bei unterschiedlichen Formen verschiedenartig zusammenwirken. Diese zwei Tendenzen sind: 1. Zunahme des gesamten Größenunterschiedes, wobei die Männchen verhältnismäßig kleiner werden (s. oben, — *Cephalotes*), 2. Abnahme gewisser struktureller Unterschiede, d. h. „Verweiblichung“ der männlichen Strukturen (s. unten).

Mit Bezug auf den ersten Punkt darf man aber sagen, daß dieser eigentlich nicht eine, ausschließlich für die höheren Ameisengruppen typische Erscheinung betrifft, sondern in einer ziemlich gut ausgesprochenen Form, auch in der Unterfamilie *Ponerinae* vorkommt (*Brachyponera lutea*), in diesem Falle nur als artliche Eigenschaft, denn bei *Brachyponera sennacensis* ist das Weibchen bedeutend kleiner. (Die erstere Art lebt in Australien, die letztere in Afrika.)

3. Charaktere, deren Unterschiede funktionell nicht lebenswichtig sind, zeigen auch ähnliche fluktuierenden Verhältnisse.

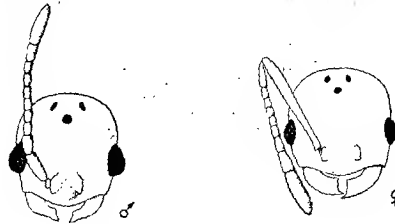
Die Flügeläderung bleibt im allgemeinen ähnlich in den beiden Geschlechtern. Es gibt auch Fälle, wo eine gewisse ständige Differenz vorhanden ist. So unterscheidet sich z. B. die Gattung *Elas-mopheidole* durch eine eben beginnende Art des sich auf die Flügeläderung beziehenden Sexualdimorphismus, wobei beim Männchen die zweite Cubitalzelle und die Discoidalzelle in unmittelbare Berührung kommen, wie es für die primitiveren Ameisengruppen im allgemeinen gültig ist. Im Gegensatz dazu ist beim Weibchen die zweite

Cubitalzelle von der Discoidalzelle durch ein kurzes Bruchstück von RsfM getrennt, wie es in einer mehr betonten Form für die nächst verwandte und etwas mehr fortgeschrittene Gattung *Pheidole* typisch ist. In dieser letzten Gattung ist aber die Äderung beider Geschlechter sehr ähnlich. Daraus kann man schließen, daß erstens der Dimorphismus der Äderung in diesem Fall als rein episodische Erscheinung hervortritt, und zweitens, daß die systematische Lage der Gattung *Pheidole* einer höheren evolutiven Stufe entspricht.

Wir haben schon einen anderen Fall besprochen, wo der Sexualdimorphismus der Flügeläderung ansteigende Tendenz zeigt (*Iridomyrmex-Dorymyrmex*-Linie), wobei jedes Geschlecht sein eigenes evolutives Tempo aufweist, das jedoch speziell beim Männchen ziemlich unregelmäßig scheint. Es handelt sich nicht um eine nur mechanische Anpassung an die Anforderungen des Fluges, weil die Notwendigkeit einer solchen Anpassung in verschiedenen Gruppen gleich sein dürfte und deshalb keine differenziellen Effekte hervorbringen kann. Die wirkliche Ursache der Erscheinung ist in der je nach der Art verschiedenen erblichen Natur der Organismen zu suchen. In diesem Fall sind offenbar an das Geschlecht geknüpfte organische Eigenschaften für den Sexualdimorphismus der Äderung verantwortlich.

Die Antennen der primitiveren Ameisen sind 12gliedrig beim Weibchen und 13gliedrig beim Männchen. Die männlichen sind lang, faden- oder borstenförmig, mit sehr kurzem Schaft, noch kürzerem, ringförmigem ersten Geißelglied und mit sehr wenig differenzierten übrigen Geißelgliedern (*Odontomachus*, Abb. 2). In den höher entwickelten Gruppen beobachtet man verschiedene morphologische Erscheinungen, und zwar erstens eine progressive Differenzierung der

Abb. 17



Geißelglieder hinsichtlich Länge, Dicke und Form, wobei die Gesamtzahl der Glieder maximal (13) gleich und der Schaft sehr kurz bleibt (*Pheidole*); zweitens, die Gesamtzahl der Glieder reduziert sich auf 12, während die Geißelglieder verschiedene Stufen der Differenzierung aufweisen (*Oedaleocerus* — eine primitivere Stufe, *Solenop-*

sis eine mehr fortgeschrittene); drittens, die Zahl der Glieder reduziert sich noch mehr, bis auf 11 und sogar 10 (*Carebarella*), wobei die Form der Differenzierung je nach der Gattung sehr verschieden bleibt; viertens, die reduzierte Anzahl der Glieder bleibt bestehen, aber in der Form nähert sich die Differenzierung dem Zustand, der für das weibliche Geschlecht eigen ist („Verweiblichung“ der männlichen Strukturen, s. *Paranamyрма*, Abb. 17, der Schaft ist etwas länger als für das Männchen typisch ist und die Geißel wird gegen die Spitze etwas dicker).

Etwas ähnliches, wenn auch in einer anderen Form, beobachtet man im Rahmen des Tribus *Attini* (s. unten). In der Gattung *Pseudomyrmex* sind die Antennen gleich, 12gliedrig in beiden Geschlechtern, unterscheiden sich aber stark durch die Form der Differenzierung, die beim Männchen an die primitiveren *Ponerinae* erinnert. In der Unterfamilie *Dolichoderinae* sind die männlichen Antennen 13gliedrig. In den primitiveren Gattungen (*Dolichoderus*, *Liometopum*, *Iridomyrmex*, *Anillidris*) ist der Sexualdimorphismus des Antennenbaues stärker ausgeprägt und die Differenzierung sowie die Form der männlichen Antennen erinnern an die der *Ponerinae*. In der Gattung *Azteca* sind die Antennen eigentümlich differenziert und deshalb ist die Differenz zwischen den Geschlechtern auch groß. Endlich beobachtet man in den Gattungen *Forelius*, *Conomyrma* und speziell bei *Dorymyrmex* eine Tendenz zur „Verweiblichung“ der männlichen Antennen (s. oben, *Dorymyrmex*).

In der Unterfamilie *Formicinae* findet man sowohl Differenzierung wie auch Reduktion der Glieder, zwei Erscheinungen, deren gemeinsame Wirkung einen ziemlich großen Ausgleich der morphologischen Unterschiede bringen kann (z. B. bei *Brachymyrmex*, wo außerdem das Männchen viel kleiner als das Weibchen ist). Die Reduktion der Antennenglieder geht bisweilen in beiden Geschlechtern parallel, so daß das Weibchen und das Männchen 9 bzw. 10 (*Brachymyrmex*) oder 10 bzw. 11 (*Myrmelachista*) Antennenglieder haben.

Es sei noch zu bemerken, daß die Gattung *Polyergus* im Vergleich mit *Formica* sich durch die etwas weniger differenzierten männlichen Antennenglieder unterscheidet. Eine Analogie finden wir mit Bezug auf die Verhältnisse zwischen den Gattungen *Solenopsis* und *Paranamyрма* (Kusnezov 1954). Man kann also eine gewisse Reversibilität der Evolution einzelner morphologischer Charaktere annehmen.

Im allgemeinen sind die Antennenglieder mehr beim Weibchen als beim Männchen differenziert. Es gibt aber Fälle, und zwar unter

den sozialparasitischen Ameisen, wo die Verhältnisse umgekehrt liegen. So z. B. sind die Antennen des Männchens in der Gattung *Bruchomyrma* mehr differenziert als die des Weibchens (BRUCH 1931).

4. Es gibt keine bestimmte Korrelation zwischen dem Bau der Mundwerkzeuge jedes der Geschlechter einerseits und der Stellung im System sowie mit dem Grad der Entwicklung des sozialen Lebens andererseits. Nur die sozialparasitischen Ameisen stellen eine Ausnahme dar. Bei *Bruchomyrma acutidens* sind die Mundwerkzeuge im allgemeinen stark reduziert, wobei aber die weiblichen Mandibeln noch ziemlich gut entwickelt sind, während die männlichen rudimentär und funktionslos sind.

Die je nach dem Geschlecht verschiedenen Lebensverhältnisse drücken natürlich ihren Stempel der Entwicklung des Sexualdimorphismus auf, und die männlichen Mundwerkzeuge können im allgemeinen mehr als die weiblichen reduziert werden.

Die primitiveren Ameisen haben gut entwickelte Mandibeln, eine gut entwickelte Oberlippe, ein Paar Maxillen mit 6gliedrigen wenig differenzierten Tastern und die Unterlippe (Labium) mit 4gliedrigen auch wenig differenzierten Gliedern.

In der Evolution der Mundwerkzeuge beobachtet man zwei voneinander mehr oder weniger unabhängige Tendenzen, und zwar erstens, die zur Reduktion einzelner Teile, und zweitens, die zu stärkerer Differenzierung. Die letztere findet eventuell ihren Ausdruck in einer übertriebenen Entwicklung, wie man es bei den weiblichen Maxillartastern in den voneinander weit entfernten Gattungen *Cataglyphis* und *Dorymyrmex* finden kann. Die Differenzierung ist unabhängig von der Reduktion und die Gliederanzahl bleibt jedesmal die maximale, d. h. 6.

Nur die weiblichen Mandibeln sind fast immer gut entwickelt und funktionsfähig. Im Gegensatz dazu können die männlichen Mandibeln entweder gut entwickelt oder mehr oder weniger reduziert und funktionslos sein, wenn die Männchen in den Nestern leben und ihre Ernährung nicht von ihrer eigenen Tätigkeit abhängt, sondern vielmehr von der Versorgung durch die Arbeiterinnen. Die Mandibeln zeigen ähnliche Reduktionsvorgänge in verschiedenen, weit voneinander entfernten Gruppen; sowie in der Unterfamilie *Ponerinae* (*Paraponera* und *Odontomachus*, siehe oben), wie auch bei den hoch evolutionierten Sozialparasiten wie nicht parasitischen Ameisen. Es gibt jedoch keinen direkten Zusammenhang mit dem Entwicklungsgrad des sozialen Lebens. Sogar in der sozialparasitischen Gattung

*Pseudoatta* (Attini) hat das Männchen gut entwickelte, funktionsfähige Mandibeln. In den nicht sozialparasitischen Ameisengruppen können die männlichen Mandibeln so gut wie die weiblichen entwickelt sein, auch wenn die Trophallaxis weit fortgeschritten ist. (z. B. *Camponotus*). Daraus folgt, daß die eventuelle Rückbildung der männlichen Mandibeln nicht im kausalen Zusammenhang mit diesem Phänomen steht. Das sind zwei voneinander getrennte Erscheinungen, die sich sowohl parallel wie auch konvergierend oder divergierend entwickeln können. Andererseits sollten wir für die Fälle der stark reduzierten männlichen Mandibeln die Abhängigkeit der Männchen von den Arbeiterinnen ins Auge fassen. Eine Reduktion der lebenswichtigen Mundwerkzeuge kann nur dort verwirklicht werden, wo gewisse sozial bedingte Ernährungsformen vorhanden sind. Natürlich könnte man diese Ernährungsform als Anreger der Reduktion deuten. Die Reduktion tritt aber offenbar auf, unabhängig von ihrer späteren funktionellen Bedeutung. Eine bestimmte Ernährungsform ist nur ein Umstand, der die Verwirklichung einer konstitutionell bedingten Tendenz erleichtern oder, im Gegenteil, hemmen kann.

Die maxillaren und labialen Taster zeigen auch fluktuierende Verhältnisse und keinen Parallelismus ihrer evolutiven Tendenzen (KUSNEZOV, 1953, 1954). In mehreren Fällen beobachtet man einen gleichen oder fast gleichen Tasterbau mit Bezug auf die Anzahl der Glieder und eventuell auf die Form und den Grad ihrer Differenzierung (*Camponotus*, *Lasiophanes*, *Dolichoderus*, *Carebarrella*, *Acromyrmex*, *Cephalotes*, *Pheidole* usw.), in anderen aber können die männlichen Taster entweder weniger reduziert sein (*Ectatomma*, *Holcoponera*, *Dinoponera*, *Neoponera*) oder eine mehr fortgeschrittene Stufe der Reduktion aufweisen (*Brachymyrmex*, *Forelius*, einige Arten von *Dorymyrmex* usw.).

Anzahl der Tasterglieder

	Weibchen		Männchen	
	Max.	Lab.	Max.	Lab.
A. Die mehr fortgeschrittene Reduktion beim Weibchen				
<i>Ectatomma</i> . . . . .	2	2	4-5	3-2
<i>Dinoponera</i> . . . . .	4	4	5	3
<i>Neoponera</i> . . . . .	4	4	6	4
<i>Monomorium</i> Unterg. <i>Notomyrmex</i> . . . . .	2	2	3	2
B. Die mehr fortgeschrittene Reduktion beim Männchen				
<i>Dorymyrmex planidens</i> Mayr . . . . .	6	4	4-5	3
<i>Dorymyrmex ensifer</i> Forel . . . . .	6	4	3	2
<i>Forelius chalybaeus</i> Emery . . . . .	6	4	4	2
<i>Brachymyrmex</i> . . . . .	6	4	4-5	2-3



Die Reduktion der Anzahl der Tasterglieder kann auch entweder parallel oder unabhängig von ihrer morphologischen Differenzierung vor sich gehen. Es gibt sowohl Ameisen, die 6gliedrige und doch stark differenzierte Maxillartaster haben (*Dorymyrmex*-Weibchen) wie auch solche, die eine mehr oder weniger reduzierte Anzahl der untereinander nur wenig differenzierten Glieder besitzen. Das Verhalten der Maxillar- bzw. Labialtaster kann auch verschieden sein, und es gibt Fälle, wo die Anzahl der Maxillartasterglieder viel mehr reduziert ist. So haben z. B. in der Gattung *Eciton* sowohl die Männchen wie auch die Weibchen und die Arbeiterinnen die gleiche Anzahl Tasterglieder, und zwar sind die Maxillartaster 2gliedrig (maximale Zahl 6), und die Labialtaster 3gliedrig (maximale Zahl 4).

Es gibt folglich keine allgemein gültige Regel, sondern eine große Zahl jedesmal mehr oder weniger individualisierter Fälle. Natürlich kommt der Sexualdimorphismus mit der fortschreitenden Reduktion der Tasterglieder zu seinem Erlöschen.

5. „Verweiblichung“ der männlichen Strukturen. Die ergatomorphen Männchen von *Ponera* kommen als eine mehr fakultative Erscheinung vor und sind nicht für die „normalen“ Verhältnisse typisch. Unter den sozialparasitischen Ameisen tritt die „Verweiblichung“ des Männchens sehr oft in Erscheinung und ist je nach dem Fall sehr verschiedenartig gestaltet (*Bruchomyrma acutidens*, s. BRUCH, 1931, *Paranamyрма solenopsidis*, s. KUSNEZOV, 1954, *Epoecus pergandei* Emery, *Anergates atratulus* Schenck, *Teleutomyrma schneideri* Kutter 1950 usw.). Trotzdem, nicht alle sozialparasitischen Ameisen weisen die „weiblichen“ morphologischen Züge auf, sondern es gibt auch solche, deren Sexualdimorphismus ganz „normal“ ausgeprägt ist (*Labachena daguerrei* Santschi usw.).

Andererseits gibt es auch nicht sozialparasitische Ameisen, die eine gewisse Milderung des Sexualdimorphismus, und zwar im Sinne der „Verweiblichung“ des männlichen Geschlechtes aufweisen. Außer der Gattung *Dorymyrma* und den *Formicinae* darf man auch die höheren *Attini* erwähnen (*Mycetophylax*, *Mycetarotes*, *Cyphomyrma*, *Trachomyrma*, *Acromyrma*, *Atta*). Bei allen genannten Gattungen sind die männlichen Antennen „weiblich“ gestaltet und haben einen sehr langen Schaft, mit dem einzigen Unterschied, daß die männlichen Antennen 13gliedrig sind. Auch dieser Unterschied verschwindet in der sozialparasitischen Gattung *Pseudoeatta*, wo die männlichen Antennen, gleich wie die weiblichen, 11gliedrig sind. Im Gegensatz dazu sind die Antennen des Männchens bei den niedrigeren *Attini* (*Apterostigma*, *Mycocarpus* und *Myrmicocrypta*) verhältnis-

mäßig lang, fadenförmig und haben einen sehr kurzen Schaft, während die Geißelglieder wenig differenziert d. h. in diesem Sinne primitiv sind.

Aus allen diesen Tatsachen geht hervor, erstens, daß das Phänomen der „Verweiblichung“ gewisser männlicher Strukturen nicht immer mit der sozialparasitischen Lebensweise im Zusammenhang steht, sondern eine mehr allgemeine evolutive Tendenz darstellt, zweitens, daß nicht alle sozialparasitischen Ameisen die „weiblichen“ Strukturen erworben haben, drittens, daß diese Erscheinung sich in verschiedenen Ameisengruppen unabhängig entwickelt hat und als sekundär gedeutet werden muß, viertens, daß es eine gewisse positive Beziehung zwischen dem Entwicklungsgrad des sozialen Lebens der Ameisen und der „Verweiblichung“ männlicher Strukturen gibt, fünftens, daß die sozialparasitische Lebensweise als eine am stärksten spezialisierte Form des sozialen Lebens die Entwicklung dieser Erscheinung nur gewissermaßen anregen bzw. erleichtern kann und sechstens, daß man auf Grund aller verfügbaren Angaben keine orthogenetisch prädestinierten Entwicklungseinrichtungen behaupten kann.

6. Relative Körpergröße und die numerischen Verhältnisse der Geschlechter. Wie wir schon beobachtet haben, sind die Männchen der primitiveren Ameisen in der Regel gleich groß oder nur wenig kleiner als die entsprechenden Weibchen. In den mehr fortgeschrittenen Gruppen beobachtet man eine relative Abnahme der Körpergröße des Männchens, die z. B. in den Gattungen *Crematogaster*, *Dorymyrmex* und *Atta* ihre größten Werte erreicht. In der Gattung *Camponotus* ist das Weibchen ungefähr so groß wie die größeren Arbeiterinnen, während das Männchen bedeutend kleiner ist, obgleich der Unterschied nicht so stark wie in den drei vorher genannten Gattungen ausgeprägt ist. Die Unterschiede der Körpergröße sind fluktuierend und erreichen ihre maximalen Werte bei den selbständig lebenden Ameisen, während sie bei den sozialparasitischen Ameisen reduziert sein können.

Es scheint bemerkenswert, daß diese Erscheinung offenbar in direktem Zusammenhang mit den numerischen Verhältnissen beider Geschlechter steht (KUSNEZOV 1953). Während man bei den primitiveren Ameisen das Verhältnis 1 : 1 findet, wandelt sich dieses Verhältnis in den anderen Gruppen, wo die Männchen relativ klein sind, zu 2 : 1, 3 : 1 und sogar 4 : 1 als Mittelwerte. Diese Zahlen beziehen sich auf die Erzeugung der sexuellen Formen und haben eine statistische Bedeutung. In einzelnen Ameisenschwärmen sind Verhältnis-

werte bis zu 50 ♂♂ : 1 ♀ anzutreffen, wie man es z. B. in der Gattung *Solenopsis* (südamerikanische Arten) beobachten kann. Ähnliche Werte kann die Ausgrabung einzelner Nester ergeben. Jede einzelne Kolonie kann auch abwechselnd entweder männliche oder weibliche Geschlechtstiere produzieren (KUSNEZOV 1949). Diese Erscheinung haben wir schon für *Cephalotes atratus* erwähnt (s. oben). Die gleichen Befunde wurden gleichzeitig von H. MARCUS beschrieben bei *Solenopsis saevissima* und *Acromyrmex silvestrii*, wobei diese zeitlich gesonderte Entwicklung der Geschlechter als Sicherung gegen Inzucht aufgefaßt wurde. (Folia Universitaria Cochabamba 3 u. 4 1949 u. 1950!)

Die biologische Bedeutung der Differenzierung der Geschlechter hinsichtlich der Körpergröße könnte man durch die Vermutung erklären, daß die Erzeugung der kleineren Männchen in Überzahl und mit dem demselben Aufwand des Materials gewisse lebenswichtige Vorteile mit sich bringen kann, weil, je größer die verfügbare Individuenzahl ist, desto größer auch die Möglichkeit eines genetisch bedingten evolutiven Fortschrittes sein muß. Doch haben wir zur Zeit keine endgültigen Beweise dafür, und die Idee soll durch weitere Untersuchungen geprüft werden.

### Zusammenfassung

I a) Die Ausbildung des Sexualdimorphismus bei den Ameisen, soweit es sich um sekundäre sexuelle Charaktere handelt, tritt als fluktuierende Variation in Erscheinung.

b) Es gibt nur zwei progressive Tendenzen, die allgemein in Zusammenhang mit dem Fortschritt des sozialen Lebens gebracht werden können, bisweilen aber durch Besonderheiten mehr oder weniger verdeckt sind, und zwar erstens, die relative Reduktion der Körpergröße des Männchens, und zweitens, die „Verweiblichung“ gewisser männlicher morphologischer Strukturen.

c) Im Einzelfall findet sich jedesmal eine Mischung von primitiven und sekundären Charakteren. Die Unterschiede verschiedener morphologischer Strukturen, wie auch die Unterschiede verschiedener Charaktere einer und derselben Struktur (z. B. Reduktion und Differenzierung der Antennen- und der Maxillartasterglieder) scheinen gewöhnlich voneinander unabhängig zu sein.

II a) Obgleich, dem Anschein nach, verschiedene Charaktere voneinander unabhängig sind, steht diese Tatsache in keinem Widerspruch mit der Idee, daß jeder individuelle Organismus ein funktionelles System darstellt und als „Ganzes“ betrachtet werden soll.

b) Im Gegensatz dazu geben uns die Tatsachen Argumente gegen eine orthogenetische Auffassung der Evolution, wie auch gegen die Idee, daß die morphologischen Strukturen durch die Umgebung geschaffen werden, ohne daß der Organismus selbst eine entscheidende aktive Rolle dabei spielt.

III a) Die ursprüngliche Anregung zum evolutiven Wechsel morphologischer Strukturen ist im „Innern“ der Organismus zu suchen, und zwar in den konstitutionellen Möglichkeiten, die ihrerseits durch das vorhandene genetische „Gerippe“ bestimmt sind, wie es SIMPSON (1953) mit Recht betont hat.

b) Die Entstehung neuer morphologischer Strukturen ist kasuell in dem Sinne, daß keine bestimmte vorhergehende Richtung den evolutiven Wechsel bestimmt, sondern daß nach ihren Richtungen recht ungeordnete kleine Veränderungen vorhanden sind. Das Wort „kasuell“ soll doch nicht buchstäblich genommen werden, weil alles Neue, wie wir schon gesagt haben, immer nur im Rahmen der verfügbaren konstitutionellen Möglichkeiten entstehen kann.

c) Diese kleinen evolutiven Veränderungen entstehen spontan, entweder als eine Reaktion auf die Einflüsse der äußeren Umgebung, deren Form, Intensität und Ausspannung aber von dem Organismus selbst abhängen, ohne irgendeinen direkten Zusammenhang mit ihrer möglichen funktionellen Bedeutung; sie stellen eigentlich nur die „Rohstoffe“ für die Evolution dar.

d) Dann tritt die Selektion ein, die die Verwirklichung der potentiellen organischen Möglichkeiten bestimmt und in die ungeordneten elementaren Erscheinungen eine Ordnung bringt. Erst nach der selektiven Prüfung können die neu entstandenen Eigenschaften entweder in den Erbkomplex endgültig einverleibt (die unmittelbar nützlichen, oder die gleichgültigen, die durch die Selektion nur „geduldet“ sind), oder ausgeschieden (die schädlichen) werden.

e) Das Prinzip der Kausalität ist außerdem dadurch begrenzt, daß es Fälle gibt, in denen eine bestimmte evolutive Tendenz eine gewisse Beständigkeit aufweist (z. B. der Dimorphismus der Flügeläderung in der Linie *Iridomyrmex-Dorymyrmex*). Diese Erscheinung bedeutet eine gewisse teilhafte konstitutionelle Labilität (so wie der Bau der Tarsen als Gegenstück, d. h. als ein Beispiel der konstitutionellen Straffheit aufgefaßt werden kann); jedenfalls ist sie kein Argument zu Gunsten der orthogenetischen Auffassung der Evolution.

## Schrifttum

- BADONELL, A.: Bull. Soc. zool. France (1945) **70**, 131 (1946); **73**, 180 (1948) (*Psocoptera*). — BELAJEVA, V. N. u. D. D. ROMASCHOV: C. R. Acad. Sc. USSR **54**, 725 (1946) (*Diptera*). — BENSON, R. B.: Trans. Soc. Brit. Ent., Bournemouth **10**, 45 (1950) (*Hymenoptera Symphyta*). — BORGMEIER, TH.: Rev. de Ent., **19**, 459 (1948); **21**, 369 (1950) (*Formicidae*). — BOULLON, A.: Cellule, Louvain **53**, 35 (1949) (*Trichogramma*). — BRINCK, P.: Opuscula Ent., Lund **11** (1949) (*Plecoptera*). — BROWN, E. S.: Ent. Month. Mag. **87**, 16 (1951) (*Diptera*). — BRUCH, C.: Rev. Mus. La Plata **33**, 31 (1931) (*Formicidae*). — BURTT, E.: Proc. R. ent. Soc. London (A) **26**, 64 (*Orthoptera*). — CARAYON, J.: C. R. Acad. Sc. Paris **227**, 303 (1948); Bull. Mus. Hist. Nat. Paris (2) **22**, 739 (1951) (1950) (*Hemiptera*). — COHIC, F.: Rev. Fr. Ent. Paris **14**, 229 (1948) (*Formicidae*). — COUSIN, G.: Bull. Soc. Ent. France **52**, 74 (1947) (*Orthoptera*). — EKBLOM, T.: Notul. Ent., Helsinki **21**, 49 (1949); **29**, 1 (1949); **30**, 41 (1950) (*Hemiptera*). — FREIRE-MAIA, N.: Evolution **3**, 98 (1949) (*Diptera*). — GISIN, H.: Mitt. Schw. Ent. Ges. **20**, 341 (1947) (*Collembola*). — GRASSÉ, P. P.: Traité de Zoologie **9** (1949); **10** (1950). — HANDLIRSCH, A.: In Schröder, Handb. der Entomol., 1928 und 1929. — JANSSENS, A.: Bull. Mus. Hist. Nat. Belg. **22** (12) (1946); **23** (5) (1947) (*Coleoptera*). — JORDAN, K. H. C.: Arb. morph. tax. Ent., Berlin **10**, 157 (1943); Acta Soc. Ent. Csl., Praga **44**, 47 (1947) (*Hemi-*

*ptera*). — KORMILEV, N. A.: Not. Mus. La Plata **14** (zool. **124**), 167 (1949) (*Hemiptera*). — KUSNEZOV, N.: Acta Zool. Lilloana **8**, 281 (1949); **11**, 227 (1951); Folia Univ. Cochabamba **6**, 86 u. 215 (1953); Mem. Mus. Entre Rios **30**, 1 (1954) (*Formicidae*); Zool. Anzeiger, **153** ( $1\frac{1}{2}$ ); 28 (1954). — KUTTER, H.: Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **23**, 81 (1950) (*Formicidae*). — LINDROTH, C. H.: Arch. Soc. zool.-bot. Fenn., Helsinki (1946) **1**, 70 (1948) (*Coleoptera*). — MARCUS, H.: Folia Univ. Cochabamba **3** u. **4** (1949/50) (*Formicidae*). — NICOLSKAYA, M. N.: Ent. Obozr., Moskau **31** 254 (1950) (*Hymenoptera*). — NÜESCH, H.: Arch. Klaus-Stift. Vererb. Forsch., Zürich (1949) **22**, 221; **23** : 577 (1948), **23**, 577 (1949) (*Lepidoptera*). — RABAUD, E. et M. L. VERRIER: Bull. biol. Fr. Belg., Paris **80**, 40 (1946); **81**, 1 (1947); **82**, 1 (1948); Bull. Soc. Ent. France, **52** 125 (1947) (*Orthoptera*). — SCHAEFER, H. A.: Verh. naturf. Ges. Basel **60**, 25 (1949) (*Hemiptera*). — SELLIER, R.: Bull. Soc. Sc. Bretagne, Rennes **22**, 95 (1948); C. R. Aca Acad. Sc. Paris **231**, 180 (1950) (*Orthoptera*). — SIMPSON, G. G.: Evolution **7**, 110 (1953). — SLABÝ, O.: Acta Soc. Ent. Csl., Praga **48**, 187 (1951) (*Lepidoptera*). — THOMAS, H. T.: Proc. Zool. Soc. London **120**, 155 (1950) (*Diptera*). — USINGER, R. L.: Proc. 8 Int. Congr. Ent., Stockholm (1948), pp. 174—179 (1950) (*Hemiptera*). — VERRIER, M. L.: Bull. Biol. Fr. Belge, Paris **77**, 243 (1943); Année Biol., Paris **54**, 297 (1950); CR. Acad. Sc. Paris **230**, 1794 (1950) (*Ephemeroptera*). — WHEELER, W. M.: Colony-Founding among Ants. Cambridge, Mass. — WYGODZINSKY, P.: Acta Zool. Lilloana **10**, 51 (1952) (*Hemiptera*).